

SISTEMI DINAMICI DELL'EVOLUZIONE

INAUGURAL-DISSERTATION

zur
Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der
Universität Zürich

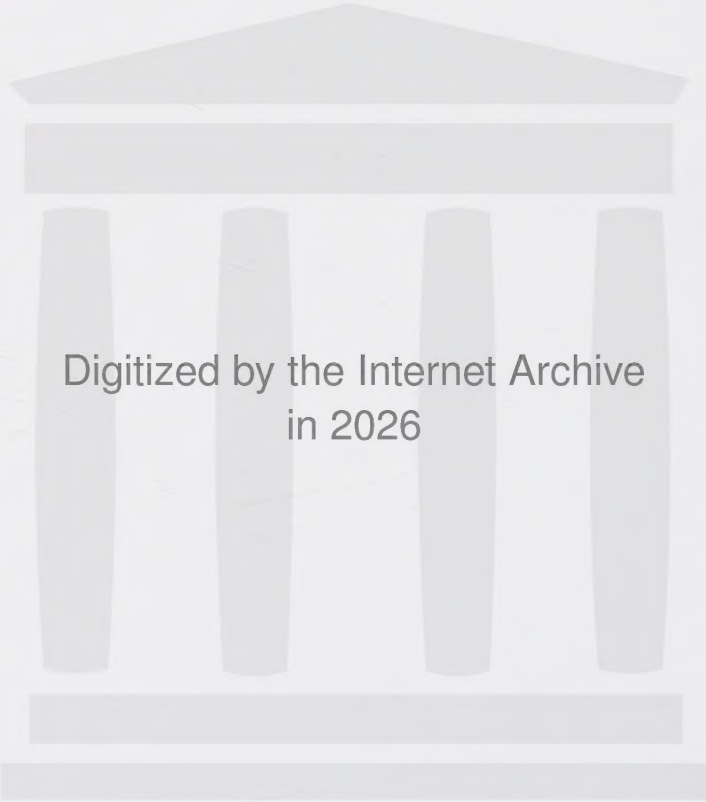
von

MAURO ARRIGONI
von Balerna (Kt. Tessin)

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. Antonio Steiner
Prof. Dr. Kurt Strebel



Juris Druck + Verlag Zürich
1980



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SISTEMI DINAMICI DELL'EVOLUZIONE

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

MAURO ARRIGONI

von Balerna (Kt. Tessin)

Begutachtet von den Herren

Prof. Dr. Antonio Steiner

Prof. Dr. Kurt Strebel



Juris Druck + Verlag Zürich

1980

SISTEMI DINAMICI DELL'EVOLUZIONE

di

di

di

di

di

di



ISBN 3 260 04797 2

Ai miei genitori
con gratitudine

INDICE

Cap. I	RISOLVIBILITÀ DI CERTI SISTEMI DI EQUAZIONI DIFFERENZIALI NON LINEARI CON CONDIZIONI LIMITATIVE	pag. 7
Cap. II	SISTEMA SENZA CONDIZIONI LIMITATIVE	pag. 11
Cap. III	RISOLUZIONE DI UNA CLASSE DI EQUAZIONI DIFFERENZIALI NON LINEARI	pag. 13
	§1 Sistema a due equazioni	pag. 13
	§2 La classe	pag. 17
Cap. IV	APPLICAZIONI	pag. 21
	§1 Sistemi con condizioni limitative riguardanti la biologia	pag. 21
	§2 Un esempio dalla teoria delle bifurcazioni	pag. 32
	§3 Proposta e risoluzione esplicita di un sistema del tipo Volterriano	pag. 42
	BIBLIOGRAFIA	pag. 55

Cap. I RISOLVIBILITÀ DI CERTI SISTEMI DI EQUAZIONI
DIFFERENZIALI NON LINEARI CON CONDIZIONI
LIMITATIVE

In un sistema n -dimensionale, consideriamo le seguenti equazioni differenziali:

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - x_k \Omega(\underline{x}, t) \quad , \quad x_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad . \quad (1)$$

$L_k(\underline{x})$ è una funzione lineare ed omogenea data, nella variabile $\underline{x} = (x_1, x_2, \dots, x_n)$. $\Omega(\underline{x}, t)$ è una funzione che possiamo chiamare "di compensazione", la cui scelta dipenderà dalle condizioni limitative poste sul sistema (1), date nella forma

$$F(\underline{x}, t) = c \quad (2)$$

dove $F(\underline{x}, t)$ è una funzione derivabile ed omogenea in $\underline{x}$ e c è una costante diversa da zero.

La funzione $\Omega(\underline{x}, t)$, che risulterà nel sistema (1), si ricava derivando dapprima la condizione (2) rispetto al tempo, cioè:

$$0 = \dot{F} = F_{x_1} \dot{x}_1 + F_{x_2} \dot{x}_2 + \dots + F_{x_n} \dot{x}_n + F_t \quad . \quad (3)$$

Sostituendo poi in questa equazione le espressioni corrispondenti per $\dot{x}_k$, ($k=1, 2, \dots, n$), del sistema (1), otterremo la funzione $\Omega(\underline{x}, t)$ nella forma

$$\Omega(\underline{x}, t) = \frac{1}{\sum_{j=1}^n F_{x_j} x_j} \left\{ \sum_{i=1}^n L_i(\underline{x}) F_{x_i} + F_t \right\} .$$

Poiché $F(\underline{x}, t)$ é una funzione omogenea in $\underline{x}$, possiamo dedurre

$$\sum_{j=1}^n F_{x_j} x_j = \lambda F(\underline{x}, t) = \lambda c \quad , \quad (4)$$

dove λ , supposto diverso da zero, é il grado di omogeneità di F :

$$\Omega(\underline{x}, t) = \frac{1}{\lambda c} \left\{ \sum_{i=1}^n L_i(\underline{x}) F_{x_i} + F_t \right\} . \quad (5)$$

Le equazioni (1) si presentano dunque nella forma

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - \frac{x_k}{\lambda c} \left\{ \sum_{i=1}^n L_i(\underline{x}) F_{x_i} + F_t \right\} \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad , \quad (6)$$

che sono delle equazioni differenziali non lineari di grado $\lambda+1$. Queste equazioni possono essere risolte esplicitamente con il metodo che ora esporremo.

Definiamo dapprima la trasformazione

$$x_k(t) = y_k(t) f(t) \quad , \quad f(t) = e^{\int_0^t \Omega(\tau) d\tau} \quad (7)$$

dalla quale segue

$$\dot{x}_k = \dot{y}_k f - y_k f \Omega \quad ,$$

d'altronde

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - x_k \Omega = f L_k(\underline{y}) - y_k f \Omega$$

e quindi ne risulta

$$\dot{y}_k = L_k(\underline{y}) \quad , \quad (k=1,2,\dots,n) \quad (8)$$

che é un sistema di equazioni differenziali lineari omogenee e dunque facilmente risolvibile.

Trovate le soluzioni del sistema (8), corrispondenti ai valori iniziali

$$y_k(0) = x_k^0$$

dovremo ora determinare la funzione $f(t)$ per poi ottenere le soluzioni del sistema (1).

Tramite la condizione limitativa, data attraverso la funzione:

$$F(\underline{x}, t) = c$$

omogenea di grado λ in $\underline{x}$, siamo in grado di ricavare la funzione f :

$$c = F(\underline{x}, t) = F(\underline{y}f, t) = f^\lambda F(\underline{y}, t) \quad .$$

Con l'aiuto delle soluzioni $y_k(t)$, già trovate, sarà perciò:

$$f(t) = \left(\frac{c}{F(\underline{y}, t)} \right)^{1/\lambda} \quad (9)$$

Le soluzioni $x_k(t)$, ($k=1,2,\dots,n$), del sistema (6), equivalente al sistema (1) con la condizione (2) saranno, come dalla trasformazione introdotta in (7), nella forma:

$$x_k(t) = y_k(t) \left(\frac{c}{F(\underline{y}, t)} \right)^{1/\lambda}, \quad (k=1,2,\dots,n) \quad . \quad (10)$$

Cap. II SISTEMA SENZA CONDIZIONI LIMITATIVE

Consideriamo, come nel precedente capitolo, in un sistema ad n dimensioni le seguenti equazioni differenziali:

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - x_k L(\underline{x}, t) \quad , \quad x_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n). \quad (1)$$

$L_k(\underline{x})$ é ancora una funzione lineare ed omogenea in $\underline{x}$;
 $L(\underline{x}, t)$ é ora una funzione differenziabile ed omogenea in $\underline{x}$,
 che può essere scelta in modo arbitrario.

Per la risoluzione del sistema (1), usiamo la trasformazione (7) del capitolo precedente, rimpiazzando la funzione $\Omega(\underline{x}, t)$ con $L(\underline{x}, t)$. Con questa sostituzione di variabili otterremo il sistema di equazioni differenziali lineari ed omogenee

$$\dot{y}_k = L_k(\underline{y}) \quad , \quad y_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad .$$

Poiché non esiste alcuna condizione limitativa, non potremo derivare la funzione $f(t)$ come in precedenza; ciò avverrà invece attraverso l'integrazione della funzione $L(\underline{x}, t)$.
 Derivando la funzione f rispetto al tempo, otteniamo

$$\dot{f} = -L e^{\int_0^t L(\tau) d\tau} = -L f \quad ,$$

quindi ci basta risolvere l'equazione differenziale

$$\dot{f} = -L(\underline{x}, t) f \quad . \quad (2)$$

Poiché $L(\underline{x}, t)$ è omogenea di grado λ in $\underline{x}$,

$$L(\underline{x}, t) = f^\lambda L(\underline{y}, t),$$

l'equazione (2) diventa

$$\frac{\dot{f}}{f^{\lambda+1}} = -L(\underline{y}) \quad , \quad f(0) = 1$$

che è dunque separabile e possiede la soluzione

$$f(t) = \left(\frac{\lambda^{-1}}{\int L(\underline{y}) dt} \right)^{1/\lambda} . \quad (3)$$

Le soluzioni del sistema (1) risulteranno infine dal prodotto di $y_k(t)$ e $f(t)$, cioè:

$$x_k(t) = y_k(t) \left(\frac{\lambda^{-1}}{\int L(\underline{y}) dt} \right)^{1/\lambda} . \quad (4)$$

Cap. III RISOLUZIONE DI UNA CLASSE DI EQUAZIONI DIFFERENZIALI NON LINEARI

§ 1 SISTEMA A DUE EQUAZIONI

Da quanto abbiamo visto finora, siamo in grado di risolvere un sistema del tipo

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - x_k L(\underline{x}, t) \quad , \quad x_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n)$$

se $L(\underline{x}, t)$ è differenziabile ed omogenea in $\underline{x}$ e $L_k(\underline{x})$ lineare ed omogenea.

Consideriamo ora le funzioni $L_k(\underline{x})$ pur sempre lineari ma non più omogenee; la presenza di termini costanti nel nuovo sistema complica notevolmente il problema per la determinazione delle soluzioni.

Ad esempio per $n=2$, le nuove equazioni sono del tipo:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = b_1 + a_{11}x_1 + a_{12}x_2 - x_1(r_1x_1 + r_2x_2) \\ \dot{x}_2 = b_2 + a_{21}x_1 + a_{22}x_2 - x_2(r_1x_1 + r_2x_2) \end{cases} \quad , \quad (1)$$

con

$$\begin{cases} x_1(0) = x_1^0 \\ x_2(0) = x_2^0 \end{cases}$$

Per ovviare alla difficoltà, causata dalla non omogeneità di $L_k(\underline{x})$, introduciamo una variabile supplementare in modo che valga

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1 \quad (2)$$

e consideriamo un nuovo sistema con tre equazioni

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_{11}x_1 + c_{12}x_2 + c_{13}x_3 - x_1\Omega & , \quad x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = c_{21}x_1 + c_{22}x_2 + c_{23}x_3 - x_2\Omega & , \quad x_2(0) = x_2^0 \\ \dot{x}_3 = c_{31}x_1 + c_{32}x_2 + c_{33}x_3 - x_3\Omega & , \quad x_3(0) = 1 - x_1^0 - x_2^0 \end{cases} \quad (3)$$

Come abbiamo visto nel Cap. I, sappiamo risolvere il sistema (3) con la condizione (2), usando la trasformazione

$$x_k(t) = y_k(t) f(t) \quad , \quad f(t) = e^{-\int_0^t \Omega(\tau) d\tau}$$

dalla quale risulta il sistema lineare

$$\dot{y}_k = c_{k1}y_1 + c_{k2}y_2 + c_{k3}y_3 \quad , \quad y_k(0) = y_k^0 \quad , \quad (k=1,2,3) \quad (4)$$

Con le soluzioni di (4) e la condizione (2) ricaviamo le soluzioni del sistema (3):

$$x_k(t) = \frac{y_k(t)}{\sum_{i=1}^3 y_i(t)} \quad , \quad (k=1,2,3) \quad (5)$$

$x_3(t)$ è legata a $x_1(t)$, $x_2(t)$ dalla condizione

$$x_3 = 1 - x_1 - x_2$$

e quindi possiamo ridurre il sistema (3) ad un sistema a due sole equazioni:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_{11}x_1 + c_{12}x_2 + c_{13}(1-x_1-x_2) - x_1 \sum_{i=1}^3 (c_{i1}x_1 + c_{i2}x_2 + c_{i3}(1-x_1-x_2)) \\ \dot{x}_2 = c_{21}x_1 + c_{22}x_2 + c_{23}(1-x_1-x_2) - x_2 \sum_{i=1}^3 (c_{i1}x_1 + c_{i2}x_2 + c_{i3}(1-x_1-x_2)) \end{cases} \quad (6)$$

Scegliendo ora adeguatamente le costanti c_{ij} , ($i, j=1, 2, 3$), possiamo far sì che i sistemi (6) e (1) siano identici e quindi anche le soluzioni $x_1(t), x_2(t)$ trovate in (5) valgano per il sistema (1).

Definiamo dapprima

$$c_{13} := b_1, \quad c_{23} := b_2, \quad c_{33} := 0 \quad (7)$$

ottenendo il sistema (6) nella forma

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = b_1 + (c_{11}-b_1-b_2-b_2)x_1 + (c_{12}-b_1)x_2 - x_1\Omega \\ \dot{x}_2 = b_2 + (c_{21}-b_2)x_1 + (c_{22}-b_2-b_1-b_2)x_2 - x_2\Omega \end{cases} \quad (6')$$

$$\Omega(\underline{x}) = (c_{11}+c_{21}+c_{31}-b_1-b_2)x_1 + (c_{12}+c_{22}+c_{32}-b_1-b_2)x_2.$$

Per eguagliare (6') al sistema (1) basterà confrontare i coefficienti ottenendo così:

$$\begin{aligned} c_{11} &= a_{11} + 2b_1 + b_2 & , & & c_{12} &= a_{12} + b_1 & , \\ c_{21} &= a_{21} + b_2 & , & & c_{22} &= a_{22} + b_1 + 2b_2 & . \end{aligned} \quad (8)$$

Considerando la funzione $\Omega(\underline{x})$ risulteranno inoltre

$$\begin{aligned} c_{31} &= r_1 - a_{11} - a_{21} - b_1 - b_2 & , \\ c_{32} &= r_2 - a_{12} - a_{22} - b_1 - b_2 & . \end{aligned} \quad (9)$$

Per risolvere il sistema (1) bisognerà dunque risalire al sistema a tre dimensioni (3) con i coefficienti scelti come sopra: le soluzioni $x_1(t)$, $x_2(t)$ così ricavate saranno le soluzioni cercate del sistema (1); la soluzione $y_3(t)$, presente nelle prime due formule (5), é indispensabile per poter ricavare queste soluzioni, mentre $x_3(t)$ sarà per noi senza interesse.

§ 2 LA CLASSE

In questo paragrafo vogliamo ricavare il metodo per risolvere sistemi ad n dimensioni contenenti termini di inomogeneità, definendo inoltre le condizioni di appartenenza a questa nuova classe di equazioni differenziali esplicitamente risolvibili.

Consideriamo il sistema n -dimensionale

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = b_1 + a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n + r_1x_1^2 + r_2x_1x_2 + \dots + r_nx_1x_n \\ \dot{x}_2 = b_2 + a_{21}x_1 + \dots + a_{2n}x_n + r_1x_1x_2 + r_2x_2^2 + \dots + r_nx_2x_n \\ \vdots \\ \dot{x}_n = b_n + a_{n1}x_1 + \dots + a_{nn}x_n + r_1x_1x_n + r_2x_2x_n + \dots + r_nx_n^2, \end{cases} \quad (10)$$

cioè

$$\dot{x}_k = b_k + \sum_{i=1}^n a_{ki}x_i - x_k L(\underline{x}) \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n)$$

$$L(\underline{x}) = - \sum_{i=1}^n r_i x_i \quad .$$

Come nel precedente paragrafo, anche qui introduciamo una variabile supplementare x_{n+1} che soddisfi la condizione

$$\sum_{i=1}^{n+1} x_i = 1 \quad (11)$$

e consideriamo il seguente sistema ad $n+1$ dimensioni:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_{11}x_1 + \dots + c_{1n}x_n + c_{1n+1}x_{n+1} - x_1\Omega(\underline{x}) \\ \dot{x}_2 = c_{21}x_1 + \dots + c_{2n}x_n + c_{2n+1}x_{n+1} - x_2\Omega(\underline{x}) \\ \vdots \\ \dot{x}_n = c_{n1}x_1 + \dots + c_{nn}x_n + c_{nn+1}x_{n+1} - x_n\Omega(\underline{x}) \\ \dot{x}_{n+1} = c_{n+11}x_1 + \dots + c_{n+1n}x_n + c_{n+1n+1}x_{n+1} - x_{n+1}\Omega(\underline{x}) \end{cases} \quad (12)$$

nel quale, a causa della condizione (11), $\Omega(\underline{x})$ avrà il significato di "funzione di compensazione" e, usando la (11) come nel Cap. I, risulterà

$$\Omega(\underline{x}) = \sum_{i,j=1}^{n+1} c_{ij}x_j \quad . \quad (13)$$

Con la solita sostituzione

$$x_k(t) = y_k(t)f(t) \quad , \quad f(t) = e^{-\int_0^t \Omega(\tau) d\tau}$$

trasformiamo il sistema (12) in uno lineare omogeneo

$$\dot{y}_k = \sum_{i=1}^{n+1} c_{ki}y_i \quad , \quad y_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1,2,\dots,n,n+1)$$

mediante le cui soluzioni ricaveremo quelle del sistema (12), inoltre da

$$f(t) = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n+1} y_i(t)}$$

segue

$$x_k(t) = \frac{y_k(t)}{\sum_{i=1}^{n+1} y_i(t)} \quad . \quad (k=1, 2, \dots, n, n+1) \quad (14)$$

Dobbiamo determinare ora i coefficienti c_{ij} , ($i, j=1, 2, \dots, n, n+1$), affinché le prime n equazioni del sistema (12), con x_{n+1} come variabile supplementare, sia riducibile al nostro sistema iniziale (10).

Sfruttando la condizione (11) riduciamo dapprima il sistema (12) ad n dimensioni

$$x_{n+1} = 1 - \sum_{i=1}^n x_i$$

da cui

$$\dot{x}_k = \sum_{j=1}^n c_{kj} x_j + c_{kn+1} (1 - \sum_{i=1}^n x_i) - x_k \Omega(\underline{x}) \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n)$$

dove

$$\Omega(\underline{x}) = \sum_{m=1}^{n+1} (c_{mn+1} + \sum_{s=1}^n (c_{ms} - c_{mn+1}) x_s) \quad .$$

Quindi

$$\begin{aligned} \dot{x}_k = & c_{kn+1} + (c_{kk} - \sum_{j=1}^n c_{jn+1} - c_{kn+1}) x_k + \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq k}}^n (c_{ki} - \\ & - c_{kn+1}) x_i - x_k (\sum_{m=1}^{n+1} \sum_{s=1}^n (c_{ms} - c_{mn+1}) x_s) \quad . \end{aligned} \quad (15)$$

Scegliendo:

$$\begin{aligned} c_{kn+1} &= b_k, \\ c_{n+1n+1} &= 0 \end{aligned} \quad (16)$$

e confrontando i coefficienti dei due sistemi (10) e (15) possiamo dedurre come fissare le costanti c_{ij} , ($i, j=1, 2, \dots, n, n+1$), affinché i due sistemi si equivalgano:

$$c_{ij} = \begin{cases} a_{ij} + b_i & i \neq j \\ a_{ii} + b_i + \sum_{s=1}^n b_s, & i=j \end{cases} \quad (i, j=1, 2, \dots, n) \quad (17)$$

$$c_{n+1i} = -(r_i - \sum_{k=1}^n (b_k - c_{ki})) \quad (18)$$

Riassumendo possiamo dunque affermare che il sistema (10) si può identificare con il sistema (12), esplicitamente risolvibile, scegliendo i coefficienti c_{ij} come in (16), (17), (18). Siamo quindi in grado di risolvere qualsiasi sistema di equazioni differenziali non lineari che appartenga alla nostra classe, che abbia cioè la forma seguente:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = b_1 + a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n + r_1x_1^2 + r_2x_1x_2 + \dots + r_nx_1x_n \\ \dot{x}_2 = b_2 + a_{21}x_1 + \dots + a_{2n}x_n + r_1x_1x_2 + r_2x_2^2 + \dots + r_nx_2x_n \\ \vdots \\ \dot{x}_n = b_n + a_{n1}x_1 + \dots + a_{nn}x_n + r_1x_1x_n + r_2x_2x_n + \dots + r_nx_n^2 \end{cases}.$$

Cap. IV APPLICAZIONI

§ 1 SISTEMI CON CONDIZIONI LIMITATIVE RIGUARDANTI LA BIOLOGIA

I sistemi di equazioni differenziali non lineari, visti nel Cap. I, hanno una vasta applicazione nel campo biologico riguardante la teoria sull'evoluzione.

In questo paragrafo ci occuperemo, seppure in forma introduttiva, di questa teoria e ne confermeremo nel contempo la validità applicandola ad un'esperienza pratica.

1.1 Aggancio alla teoria di M. Eigen

In una serie di pubblicazioni [6,7,11,14,15] M. Eigen, P. Schuster, B.L. Jones ed altri hanno sviluppato la teoria dell'evoluzione nei sistemi Darwiniani. In questi lavori si considera una serie di n popolazioni x_k , ($k=1,2,\dots,n$), le quali posseggono i fenomeni del metabolismo, della riproduzione autonoma e delle mutazioni. Si presuppone quindi che in questo sistema possano fluire in quantità sufficiente sostanze nutritive ricche di energia e vengano eliminati prodotti scarto. Con il fenomeno delle mutazioni si spieghi come una specie x_1 possa dare, con il cosiddetto tasso di mutazione ϕ_{k1} , la quantità $\phi_{k1}x_1$ alla specie x_k .

La dinamica di questo sistema, si può rappresentare, ad esempio per $n=3$, con lo schema, denominato reattore di evoluzione, illustrato nella fig.1 .

Nel primo capitolo avevamo esaminato sistemi del tipo

$$\dot{x}_k = L_k(\underline{x}) - x_k \Omega(\underline{x}, t) \quad , \quad x_k(0) = x_k^0 \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad (1)$$

con condizioni limitative, determinanti la funzione $\Omega(\underline{x}, t)$.

Sistemi di questo genere descrivono usualmente la dinamica di evoluzione nel tempo di una serie di n variabili x_k ; per ognuna di queste possiamo usare il seguente schema rappresentativo

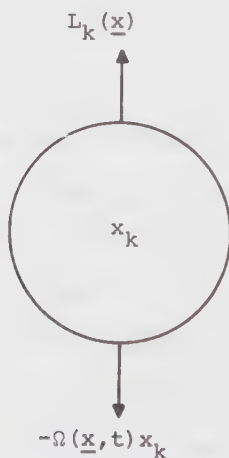


fig. 2

Vediamo ora con quale criterio si dovranno scegliere i parametri nel sistema (1), affinché questo descriva un sistema Darwiniano della teoria di Eigen.

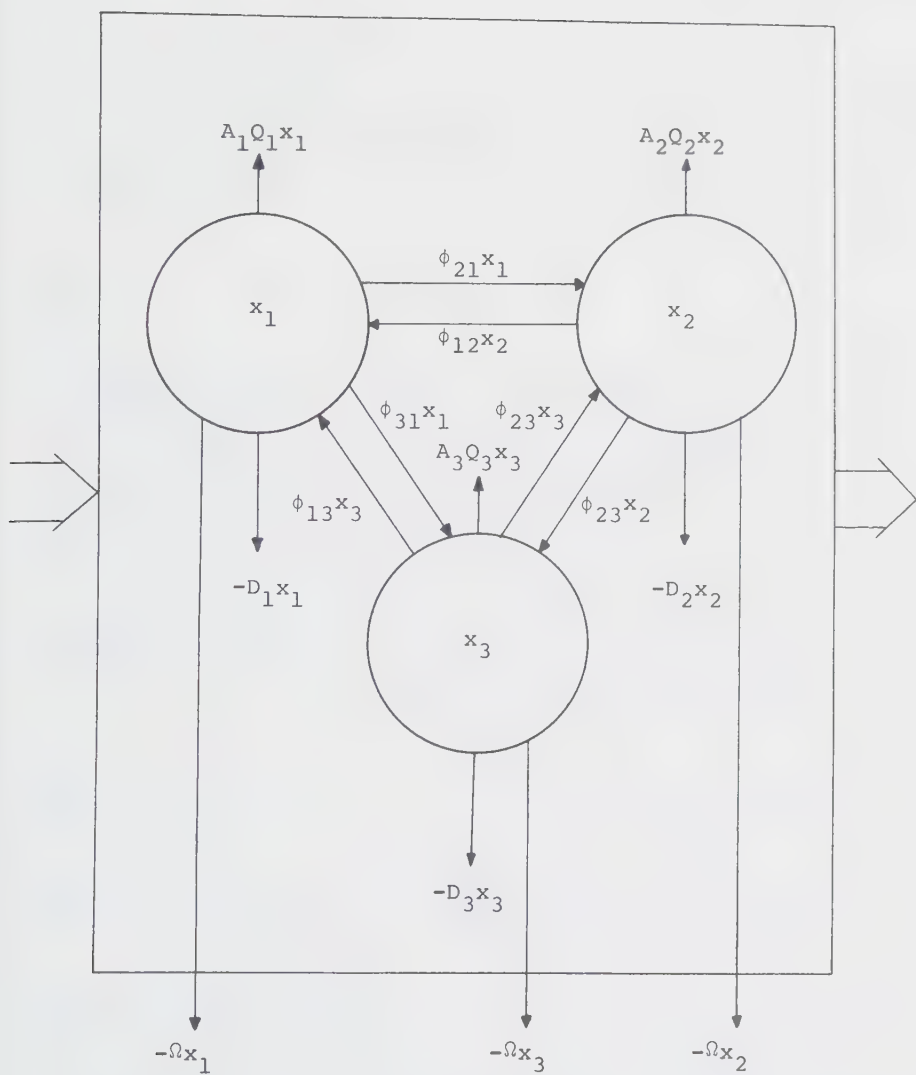


fig. 1

Scriviamo dapprima le funzioni lineari $L_k(\underline{x})$ nella forma

$$L_k(\underline{x}) := \alpha_k x_k + \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq k}}^n \beta_{ki} \quad , \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad (2)$$

vedremo allora, dallo schema di fig.1, come queste servano a descrivere la riproduzione autonoma e le mutazioni.

I coefficienti α_k descriveranno per ogni popolazione, i cosiddetti valori selettivi

$$\alpha_k := A_k Q_k - D_k \quad (3)$$

dove $A_k Q_k$ rappresenta il tasso di riproduzione, con $0 \leq Q_k \leq 1$ come fattore qualitativo, e D_k il tasso di mortalità; i tassi di mutazione ϕ_{ki} , sono qui descritti dai coefficienti β_{ki} . Il fattore Q_k ha dunque il preciso significato di percentuale di copie esatte prodotte dalla specie x_k ed è perciò legato al tasso di mutazione attraverso l'importante "teorema sulla conservazione delle copie false":

$$\sum_{k=1}^n \sum_{i=1}^n \phi_{ik} = \sum_{k=1}^n A_k (1 - Q_k) \quad (4)$$

che è ovviamente soddisfatto per

$$Q_k = 1 - \frac{1}{A_k} \sum_{i=1}^n \phi_{ik} \quad , \quad \phi_{ii} = 0 \quad (5)$$

Nei processi di evoluzione si è interessati alla selezione derivante dalle condizioni ambientali; queste, tradotte in

linguaggio matematico, corrispondono alle condizioni limitative poste sul sistema, introdotte nel primo capitolo:

$$F(\underline{x}, t) = c$$

Nella teoria sull'evoluzione di M. Eigen troviamo condizioni ambientali, che si esprimono attraverso un'organizzazione costante, cioè:

$$F(\underline{x}, t) := \sum_{k=1}^n x_k(t) = c = \text{costante} \quad (6)$$

Da questa condizione deriverà la funzione $\Omega(\underline{x}, t)$

$$0 = \sum_{k=1}^n \dot{x}_k = \sum_{k=1}^n L_k(\underline{x}) - c\Omega(\underline{x}, t)$$

quindi

$$\Omega(\underline{x}, t) = \frac{1}{c} \sum_{k=1}^n L_k(\underline{x})$$

dove

$$\sum_{k=1}^n L_k(\underline{x}) = \sum_{k=1}^n ((A_k \Omega_k - D_k) x_k + \sum_{i=1}^n \phi_{ki} x_i) ;$$

applicando il teorema sulla conservazione otteniamo

$$\sum_{k=1}^n L_k(\underline{x}) = \sum_{k=1}^n (A_k - D_k) x_k \quad (7)$$

e perciò

$$\Omega(\underline{x}, t) = \Omega(\underline{x}) = \frac{1}{c} \sum_{k=1}^n (A_k - D_k) x_k \quad (8)$$

Per concludere, considerando dati, A_k , D_k , ϕ_{ki} ed i valori iniziali $x_k(0) = x_k^0$, ($k=1,2,\dots,n$), scegliendo Q_k come in (5) e ponendo la condizione ambientale (6), si potrà studiare la dinamica del sistema, risolvendo con i metodi che conosciamo, le equazioni

$$\dot{x}_k = (A_k Q_k - D_k) x_k + \sum_{i=1}^n \phi_{ki} x_i - x_k Q(x) \quad , \quad (k=1,2,\dots,n) \quad (9)$$

chiamate equazioni fenomenologiche.

1.2 Conferma del modello con un'esperienza pratica

Analizziamo un esperimento condotto nel 1976 da C. Weissmann e E. Domingo, all'Istituto per biologia molecolare dell'Università di Zurigo, [3].

Da un individuo normale W di $Q\beta$ fagi si é ricavata, attraverso la sostituzione di una base di adenina con una base di guanina, una mutante M. Infettando in continuazione Coli-batteri attraverso una miscela composta da individui normali e mutanti rispettivamente in concentrazione costante

$$M + W = c = \text{costante} \quad (10)$$

si imporrà sempre più l'individuo normale e la percentuale di mutanti diventerà molto piccola, senza annullarsi completamente.

Per una comprensione quantitativa del processo, abbiamo usato la teoria sull'evoluzione dei sistemi Darwiniani di M. Eigen, [6,7].

Possiamo schematizzare il procedimento in un reattore di evoluzione con pareti semipermeabili, nel quale fluiscono in grande quantità elementi ricchi di energia (Coli-batteri) e vengono regolarmente allontanati quelli poveri di energia (prodotti di scarto). Con il continuo infettare di Coli-batteri freschi attraverso un miscuglio di M+W in concentrazione costante, come richiesto in (10), viene esercitata una selezione sulle due speci M e W, mantenuta con l'aiuto di un tasso di compensazione $\Omega = \Omega(t)$.

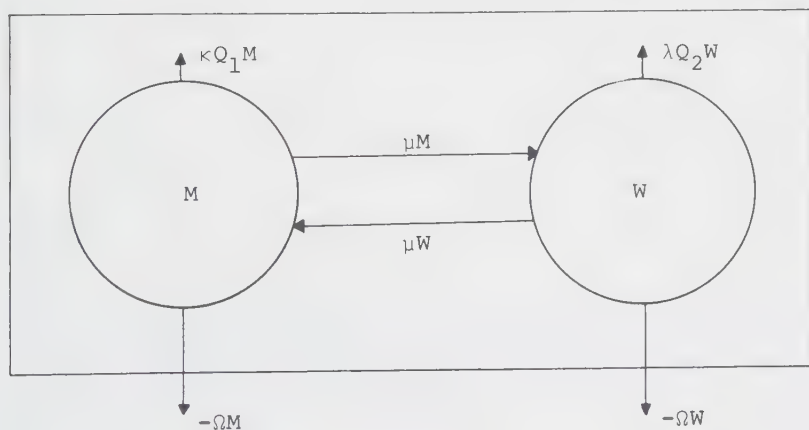


fig. 3

I simboli introdotti hanno il seguente significato:

κ : tasso di accrescimento di M, incluse le copie false,

λ : tasso di accrescimento di W, incluse le copie false,

Q_1 : percentuale di copie esatte di M,

Q_2 : percentuale di copie esatte di W,

μ : tasso di mutazione da W→M e M→W,

Ω : tasso di compensazione per M e W, onde mantenere la condizione ambientale.

Il teorema sulla conservazione per le copie false è soddisfatto scegliendo:

$$Q_1 = 1 - \frac{\mu}{\kappa}, \quad Q_2 = 1 - \frac{\mu}{\lambda}. \quad (11)$$

Le equazioni fenomenologiche, che descrivono la dinamica del sistema, sono:

$$\begin{cases} \dot{M} = \kappa Q_1 M + \mu W - M\Omega = (\kappa - \mu)M + \mu W - M\Omega \\ \dot{W} = \lambda Q_2 W + \mu M - W\Omega = (\lambda - \mu)W + \mu M - W\Omega \end{cases} \quad (12)$$

con i valori iniziali

$$\begin{cases} M(0) = c, \\ W(0) = 0. \end{cases} \quad (13)$$

Attraverso la trasformazione (7) Cap.I, il sistema (12) diventa

$$\begin{cases} \dot{Y}_1 = (\kappa - \mu)Y_1 + \mu Y_2 \\ \dot{Y}_2 = \mu Y_1 + (\lambda - \mu)Y_2 \end{cases} \quad (14)$$

dal quale otteniamo le soluzioni

$$\begin{cases} y_1(t) = c_1 e^{\rho_1 t} + \frac{\rho_2 - \lambda + \mu}{\mu} c_2 e^{\rho_2 t} \\ y_2(t) = c_1 \frac{\rho_1 - \kappa + \mu}{\mu} e^{\rho_1 t} + c_2 e^{\rho_2 t} \end{cases} \quad (15)$$

Con l'aiuto della condizione ambientale ricaviamo

$$M = \frac{c y_1}{y_1 + y_2}$$

e quindi

$$M = \frac{c_1 e^{\rho_1 t} + \frac{\rho_2 - \lambda + \mu}{\mu} c_2 e^{\rho_2 t}}{c_1 (2 + \frac{\rho_1 - \kappa}{\mu}) e^{\rho_1 t} + c_2 (2 + \frac{\rho_2 - \lambda}{\mu}) e^{\rho_2 t}} c \quad (16)$$

dove dai valori iniziali risultano

$$\begin{aligned} c_1 &= 1 \\ c_2 &= c = \frac{\rho_2 - \lambda + \mu}{\mu} \end{aligned} \quad (17)$$

e perciò

$$p := \frac{M}{M^0} = \frac{1 + c^2 e^{(\rho_2 - \rho_1)t}}{1 - c + (c + c^2) e^{(\rho_2 - \rho_1)t}} \quad (18)$$

Definiamo:

$$q := \frac{\mu}{\lambda - \kappa} \quad (19)$$

da cui

$$c = \frac{\rho_2 - \lambda + \mu}{\mu} \approx -\frac{1}{q} \quad (20)$$

come pure

$$\rho_2 - \rho_1 \approx -\frac{\mu}{q} \quad (21)$$

Dalla (18) si ricava dunque

$$p \approx \frac{q^2 + e^{-(\lambda-\kappa)t}}{q + e^{-(\lambda-\kappa)t}} \quad (22)$$

Definendo

$$r := e^{-(\lambda-\kappa)t} \quad , \quad (23)$$

ricaviamo infine dalla (22)

$$p \approx \frac{q^2 + r^t}{q + r^t} \quad (24)$$

Con

$$r = 0,6 \quad , \quad q = 8 \cdot 10^{-4}$$

ne risulta il grafico di fig.4, il quale corrisponde in modo più che soddisfacente ai dati misurati in laboratorio. Come affermato in precedenza notiamo inoltre come la percentuale di mutanti diventa molto piccola senza però annullarsi completamente:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p(t) = q = 8 \cdot 10^{-4} .$$

(25)

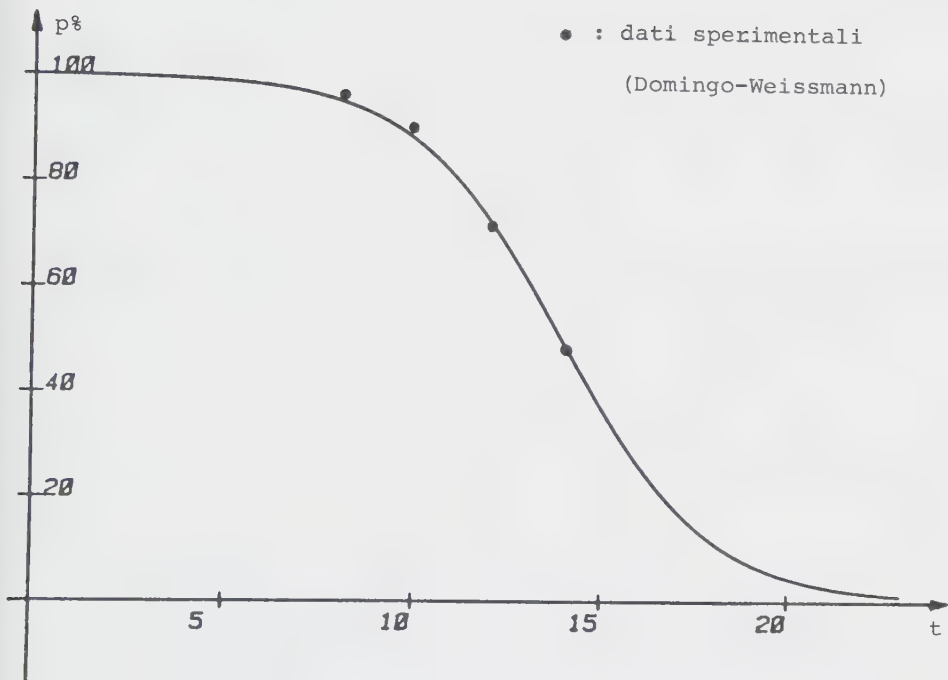


fig. 4

§ 2 UN ESEMPIO DALLA TEORIA DELLE BIFURCAZIONI

Nello studio sulla stabilità dei sistemi dinamici di secondo ordine, $[1,2]$, troviamo equazioni del tipo

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = a_1 x_1 + a_2 x_2 + \phi(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 = a_3 x_1 + a_4 x_2 + \psi(x_1, x_2) \end{cases} \quad (26)$$

dove, considerando il punto d'equilibrio nell'origine, le funzioni $\phi(x_1, x_2)$ e $\psi(x_1, x_2)$ possono essere scelte ad esempio nella forma

$$\begin{aligned} \phi(x_1, x_2) &:= x_1 L(x_1, x_2) \\ \psi(x_1, x_2) &:= x_2 L(x_1, x_2) \end{aligned} \quad (27)$$

$L(x_1, x_2)$ è una qualsiasi funzione omogenea di grado $\lambda \geq 1$.

Dai valori dei coefficienti a_i , ($i=1,2,3,4$), sono stati analizzati i diversi casi possibili per l'esistenza di cicli limite o la non esistenza degli stessi, $[2,18]$.

Particolarmente interessanti ci sembrano quei sistemi appartenenti alla classe (26), denominati bifurcazioni di Hopf, $[18]$, e che hanno la forma

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_2 + x_1(\mu - (x_1^2 + x_2^2)) \\ \dot{x}_2 = x_1 + x_2(\mu - (x_1^2 + x_2^2)) \end{cases} \quad (28)$$

dove in base alla scelta di μ (maggiore, minore o uguale

a zero) seguirà l'esistenza di un cerchio limite con $(0,0)$ come punto d'equilibrio instabile o la stabilità di $(0,0)$ in assenza di ciclo limite.

Il sistema (28) si può esaminare, come é ben noto, introducendo coordinate polari [4], ottenendo così soluzioni esplicite. L'analisi dello stesso, con la determinazione delle soluzioni, può essere effettuata anche con il metodo esposto nel Cap.II. Essendo il sistema (28) un caso speciale dei sistemi da noi considerati nel Cap.II, possiamo introdurre casi molto più generali riguardanti le bifurcazioni, ricavandone così una scelta più ampia per le funzioni $\phi(x_1, x_2)$ e $\psi(x_1, x_2)$. In questo paragrafo vogliamo appunto considerare, in un esempio simile al (28), uno di questi casi, nel quale risulterà ancora un ciclo limite.

Nel sistema che proporrremo, determineremo soluzioni esplicite ed osserveremo come queste soluzioni, e, in modo particolare, la stabilità del punto $(0,0)$, dipendano strettamente dalla scelta di μ .

Consideriamo dunque il sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_2 + x_1(\mu - (9x_1^2 + x_2^2)) & , \quad x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_1 + x_2(\mu - (9x_1^2 + x_2^2)) & , \quad x_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (29)$$

Possiamo vedere come queste equazioni (29), oltre ad appartenere ai sistemi dinamici (26), con

$$a_1 = \mu \quad , \quad a_2 = -1 \quad , \quad a_3 = 1 \quad , \quad a_4 = \mu \quad ,$$

$$\phi(x_1, x_2) = -x_1(9x_1^2 + x_2^2) \quad ,$$

$$\psi(x_1, x_2) = -x_2(9x_1^2 + x_2^2) \quad ,$$

possono essere scritte nella forma

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = L_1(\underline{x}) - x_1 L(\underline{x}) \\ \dot{x}_2 = L_2(\underline{x}) - x_2 L(\underline{x}) \end{cases} \quad (30)$$

con

$$L_1(\underline{x}) = \mu x_1 - x_2 \quad ,$$

$$L_2(\underline{x}) = x_1 + \mu x_2 \quad ,$$

$$L(\underline{x}) = 9x_1^2 + x_2^2 \quad ;$$

che appartengono ai sistemi presentati nel Cap.II; potremo dunque affrontare la loro risoluzione con il metodo ivi presentato.

Definendo dapprima la trasformazione

$$x_k(t) = y_k(t) f(t) \quad , \quad (k=1,2) \quad , \quad f(t) = e^{\int_0^t L(\tau) d\tau}$$

otteniamo il sistema di equazioni differenziali lineari omogenee

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = y_1 - y_2 \quad , \quad y_1(0) = x_1^0 \\ \dot{y}_2 = y_1 + y_2 \quad , \quad y_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (31)$$

che possiede le soluzioni

$$\begin{cases} y_1(t) = e^{\mu t}(x_1^0 \cos t - x_2^0 \sin t) \\ y_2(t) = e^{\mu t}(x_2^0 \cos t + x_1^0 \sin t) \end{cases} \quad (35)$$

Risolvendo inoltre l'equazione differenziale

$$\frac{\dot{f}}{f} = -L(\underline{y}f) = -f^2 L(\underline{y}) \quad ,$$

cioè

$$-\frac{\dot{f}}{f} = 9y_1^2 + y_2^2 \quad , \quad f(0) = 1$$

otterremo

$$f(t) = \left(\frac{e^{-2\mu t}}{a + b \sin 2t + c \cos 2t + (1-a-c)e^{-2\mu t}} \right)^{1/2} \quad (36)$$

con

$$\begin{aligned} a &= \frac{5(x_1^{02} + x_2^{02})}{\mu} \\ b &= \frac{4}{1 + \mu^2} (x_1^{02} - x_2^{02} - 2x_1^0 x_2^0 \mu) \\ c &= \frac{4}{1 + \mu^2} (\mu x_1^{02} - \mu x_2^{02} + 2x_1^0 x_2^0) \end{aligned}$$

per $\mu \neq 0$

e quindi le soluzioni del sistema (29)

$$\begin{cases} x_1(t) = (x_1^0 \cos t - x_2^0 \sin t) \left(\frac{1}{a + b \sin 2t + c \cos 2t + (1-a-c)e^{-2\mu t}} \right)^{1/2} \\ x_2(t) = (x_2^0 \cos t + x_1^0 \sin t) \left(\frac{1}{a + b \sin 2t + c \cos 2t + (1-a-c)e^{-2\mu t}} \right)^{1/2} \end{cases} \quad (37)$$

Le soluzioni (37) potranno essere analizzate per valori di μ positivi o negativi. Dapprima vogliamo però determinare le soluzioni esplicite per $\mu=0$.

Nel sistema (30) avremo

$$L_1(\underline{x}) = -x_2$$

$$L_2(\underline{x}) = x_1$$

ed otterremo il sistema lineare omogeneo

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = -y_2 & , & y_1(0) = x_1^0 \\ \dot{y}_2 = y_1 & , & y_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (38)$$

le cui soluzioni sono

$$\begin{cases} y_1(t) = x_1^0 \cos t - x_2^0 \sin t \\ y_2(t) = x_2^0 \cos t + x_1^0 \sin t \end{cases} \quad (39)$$

Inoltre risolviamo l'equazione

$$-\frac{\dot{f}}{f^3} = 9y_1^2 + y_2^2 \quad , \quad f(0) = 1$$

dalla quale risulta

$$f(t) = \left(\frac{1}{\alpha t + \beta \sin 2t + \gamma \cos 2t + 1 - \gamma} \right)^{1/2} \quad (40)$$

con

$$\alpha = 10(x_1^0{}^2 + x_2^0{}^2)$$

$$\beta = 4(x_1^0{}^2 - x_2^0{}^2)$$

$$\gamma = 8x_1^0 x_2^0$$

ed infine le soluzioni del sistema (29) con $\mu=0$:

$$\begin{cases} x_1(t) = (x_1^0 \cos t - x_2^0 \sin t) \left(\frac{1}{\alpha t + \beta \sin 2t + \gamma \cos 2t + 1 - \gamma} \right)^{1/2} \\ x_2(t) = (x_2^0 \cos t + x_1^0 \sin t) \left(\frac{1}{\alpha t + \beta \sin 2t + \gamma \cos 2t + 1 - \gamma} \right)^{1/2} \end{cases} \quad (41)$$

Dalle soluzioni (37) e (41) possiamo subito notare l'andamento delle soluzioni in funzione della scelta di μ :

$\mu > 0$: con l'accrescere del tempo si delinea un ciclo limite periodico. Anche considerando valori iniziali molto vicini al punto $(0,0)$ la traiettoria si allontanerà da esso fino a stabilizzarsi lungo il ciclo limite periodico.

$\mu < 0$: la funzione $f(t)$ tenderà a zero e le soluzioni si avvicineranno sempre più verso il punto $(0,0)$.

$\mu = 0$: anche in questo caso le soluzioni si avvicineranno al

punto $(0,0)$, ma più lentamente che nel precedente caso.

Queste tre possibilità si possono osservare nelle fig.8,9, 10. Possiamo dunque affermare che nei casi di $\mu=0$ e $\mu<0$ il punto $(0,0)$ è stabile, mentre sarà instabile per $\mu>0$.

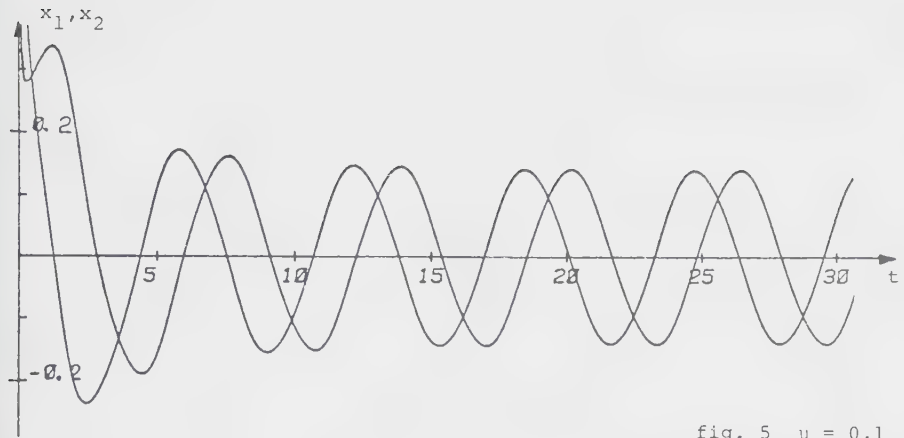


fig. 5 $\mu = 0,1$

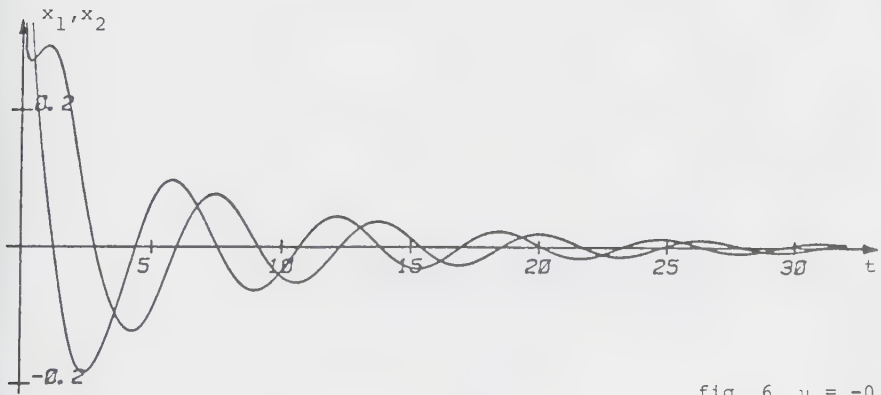


fig. 6 $\mu = -0,1$

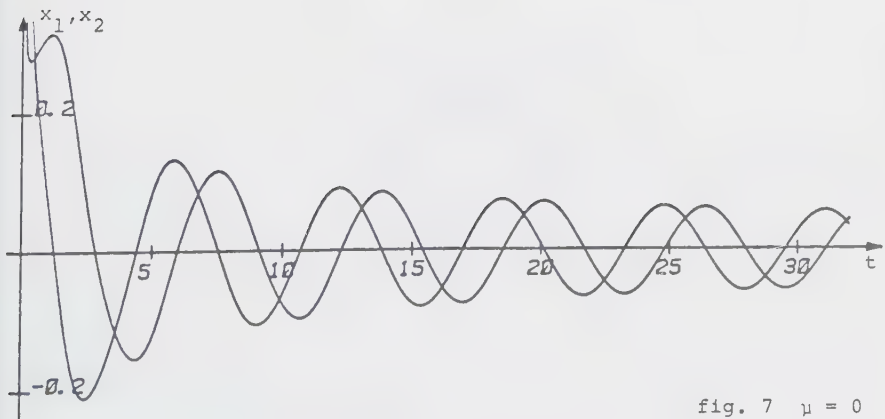


fig. 7 $\mu = 0$

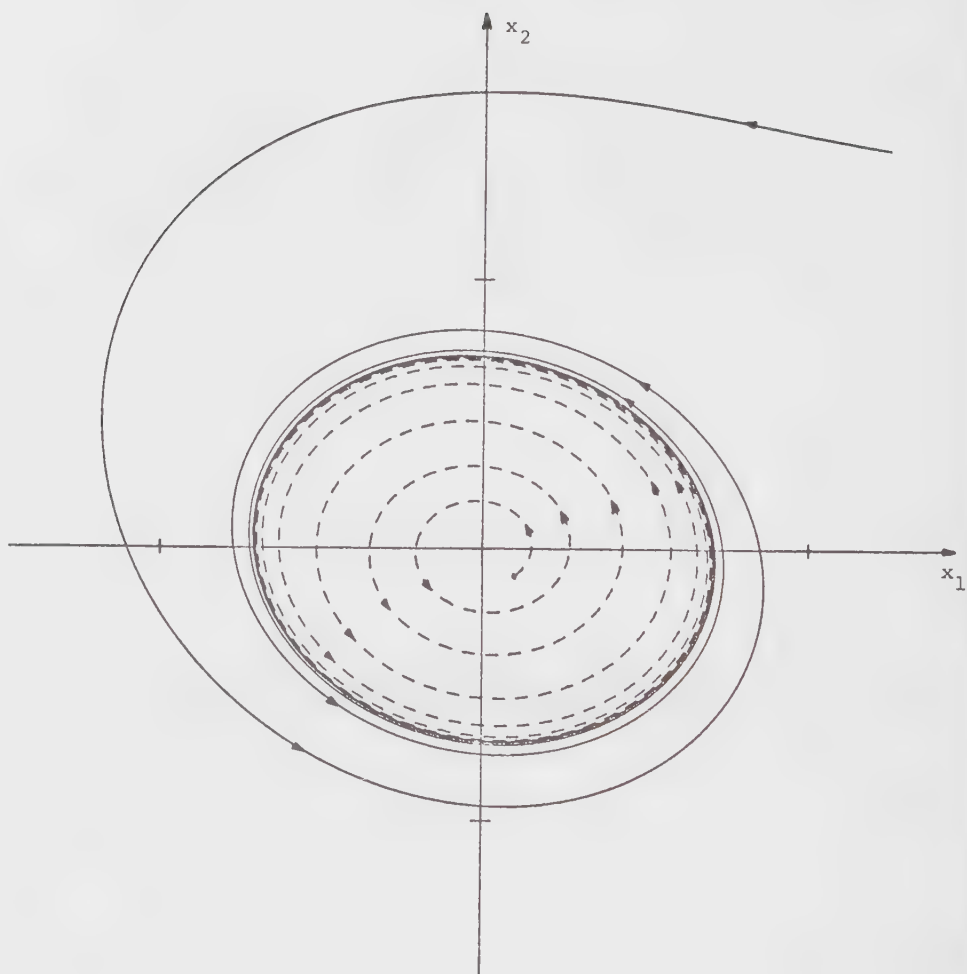


fig. 8

$\mu = 0,1$

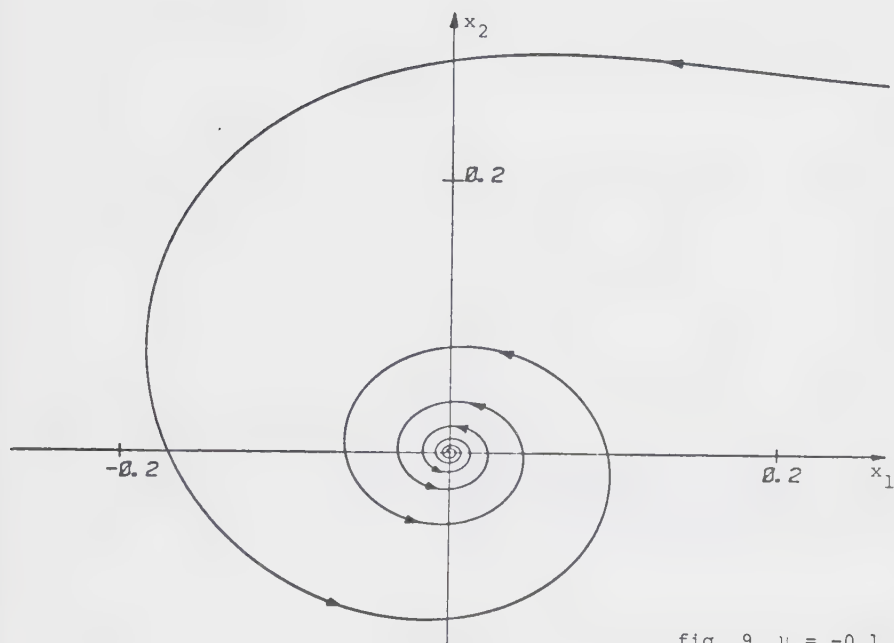


fig. 9 $\mu = -0,1$

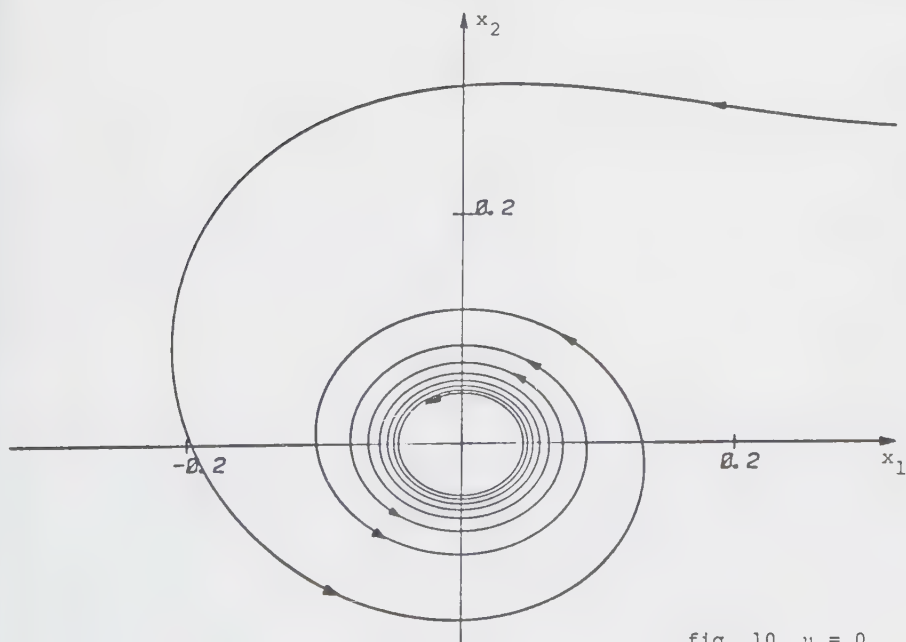


fig. 10 $\mu = 0$

§ 3 PROPOSTA E RISOLUZIONE ESPLICITA DI
UN SISTEMA DEL TIPO VOLTERRIANO

In questo paragrafo vogliamo proporre un modello di tipo Volterriano, tendente a descrivere la dinamica esistente in un sistema a due popolazioni, l'una considerata preda e l'altra predatrice, [8,9,10,12,16].

I principi fondamentali delle leggi di fluttuazione di Volterra, atti appunto a caratterizzare la dinamica tra popolazioni, viventi in rapporto preda-predatrice, si possono così riassumere, [5,16,17]:

legge del ciclo periodico: le fluttuazioni tra due popolazioni in rapporto competitivo sono periodiche.

legge delle piccole fluttuazioni: le traiettorie nel piano di fase, con valori iniziali vicini al punto d'equilibrio, sono delle piccole ellissi attorno a questo punto.

legge del valore medio nel tempo.

È inoltre evidente che il modello debba avere una sensata interpretazione biologica.

Consideriamo dapprima un qualsiasi sistema a due equazioni

$$\begin{cases} \dot{x} = a_1 x + a_2 y - x(\alpha x + \beta y) \\ \dot{y} = a_3 x + a_4 y - y(\alpha x + \beta y) \end{cases} \quad (42)$$

il quale ponendo la condizione

$$4a_2 a_3 + (a_1 - a_4)^2 < 0 \quad (43)$$

può produrre fluttuazioni.

Al fine di ottenere un sistema di tipo Volterriano, scegliamo una trasformazione lineare nel modo seguente:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} := \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} a_2/\beta \\ a_3/\alpha \end{pmatrix}, \quad a, d \neq 0 \quad (44)$$

con la quale otterremo un modello del tipo

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = A_1 x_1 - B x_1 x_2 + C x_1^2 + H \\ \dot{x}_2 = A_2 x_2 + C x_1 x_2 - B x_2^2 + K \end{cases} \quad (45)$$

dove

$$A_1 = a_1 - a_3 \frac{\beta}{\alpha} - 2a_2 \frac{\alpha}{\beta}$$

$$A_2 = a_4 - a_2 \frac{\alpha}{\beta} - 2a_3 \frac{\beta}{\alpha}$$

$$B = d\beta$$

$$C = -a\alpha$$

$$H = \frac{a_2}{a\beta} (a_1 - a_2 \frac{\alpha}{\beta})$$

$$K = \frac{a_3}{d\alpha} (a_4 - a_3 \frac{\beta}{\alpha})$$

Al sistema (45) si può dare ora una logica interpretazione biologica:

$A_1 x_1 + Cx_1^2$: descrive una riproduzione di tipo catalitico per la specie considerata preda.

$A_2 x_2 - Bx_2^2$: è una normale riproduzione di tipo esponenziale, dove si aggiunge il termine di auto-limitazione.

I termini misti (in $x_1 x_2$) caratterizzano inoltre il rapporto esistente tra preda e predatore.

Il sistema, con una scelta appropriata di valori iniziali, possiede inoltre fluttuazioni periodiche ed uno stato d'equilibrio situato nel punto

$$\bar{X} = (\bar{x}_1, \bar{x}_2) \quad , \quad \bar{x}_1 = -\frac{a_2}{\beta} \quad , \quad \bar{x}_2 = \frac{a_3}{\alpha} \quad . \quad (46)$$

Osservando il modello (45) possiamo notare come questo sistema appartenga alla classe di equazioni differenziali, da da noi introdotte nel Cap.III; quindi si potranno ricavare soluzioni esplicite per $x_1(t)$ e $x_2(t)$ con i metodi che conosciamo.

Analizziamo ora più da vicino, in un esempio numerico, il modello da noi proposto, per il quale, oltre a determinare soluzioni esplicite, dimostreremo l'esistenza di un ciclo periodico, del punto d'equilibrio ed analizzeremo i casi delle piccole fluttuazioni e del valore medio nel tempo.

Scegliamo:

$$\begin{aligned} a_1 &= 1 & , & & a_2 &= -1 & , & & a_3 &= 2 & , & & a_4 &= -1 & , \\ \alpha &= -1 & , & & \beta &= 1 & . \end{aligned}$$

La condizione (43) é soddisfatta e, con $a = d = 1$, ne derivano le costanti:

$$\begin{aligned} A_1 &= 1 & , & & A_2 &= 2 & , & & B &= 1 & , & & C &= 1 & , \\ H &= 0 & , & & K &= -2 & . \end{aligned}$$

La dinamica tra le due popolazioni, dove x_1 é la preda e x_2 il predatore, é descritta dalle equazioni seguenti:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 - x_1 x_2 + x_1^2 & , & x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = 2x_2 + x_1 x_2 - x_2^2 - 2 & , & x_2(0) = x_2^0 \end{cases} \quad (47)$$

Poiché queste equazioni appartengono alla nostra classe, potremo risolverle esplicitamente procedendo come indicato nel Cap.III .

Introduciamo una terza popolazione fittizia x_3 la quale é

legata alle altre due dalla condizione

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1 \quad (48)$$

e consideriamo il sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_{11}x_1 + c_{12}x_2 + c_{13}x_3 - x_1\Omega(\underline{x}) , \\ \dot{x}_2 = c_{21}x_1 + c_{22}x_2 + c_{23}x_3 - x_2\Omega(\underline{x}) , \\ \dot{x}_3 = c_{31}x_1 + c_{32}x_2 + c_{33}x_3 - x_3\Omega(\underline{x}) , \end{cases} \quad (49)$$

dove la funzione $\Omega(\underline{x})$ deriverà dalla condizione (48).

Scegliamo ora i coefficienti c_{ij} , ($i, j=1, 2, 3$), nel modo che conosciamo:

$$\begin{array}{lll} c_{13} = 0 & , & c_{11} = -1 & , & c_{12} = 0 & , \\ c_{23} = -2 & , & c_{21} = -2 & , & c_{22} = -2 & , \\ c_{33} = 0 & , & c_{31} = 0 & , & c_{32} = 1 & , \end{array}$$

e risolviamo il sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -x_1 - x_1\Omega(\underline{x}) & , & x_1(0) = x_1^0 \\ \dot{x}_2 = -2x_1 - 2x_2 - 2x_3 - x_2\Omega(\underline{x}) & , & x_2(0) = x_2^0 \\ \dot{x}_3 = x_2 - x_3\Omega(\underline{x}) & , & x_3(0) = 1 - x_1^0 - x_2^0 , \end{cases} \quad (50)$$

con la condizione (48).

Usando la trasformazione

$$x_k(t) = y_k(t)f(t) \quad , \quad f(t) = e^{\int_0^t \Omega(\tau) d\tau}$$

introdotta nel Cap.I, otteniamo il sistema lineare omogeneo

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = -y_1 & , & y_1(0) = x_1^0 \\ \dot{y}_2 = -2y_1 - 2y_2 - 2y_3 & , & y_2(0) = x_2^0 \\ \dot{y}_3 = y_2 & , & y_3(0) = 1 - x_1^0 - x_2^0 \end{cases} ,$$

il quale possiede le soluzioni

$$\begin{cases} y_1(t) = x_1^0 e^{-t} \\ y_2(t) = \{2x_1^0 + (x_2^0 - 2x_1^0)\cos t - (2 - x_2^0)\sin t\}e^{-t} \\ y_3(t) = \{-2x_1^0 + (x_1^0 - x_2^0 + 1)\cos t - (x_1^0 - 1)\sin t\}e^{-t} \end{cases} .$$

Poiché

$$1 = x_1 + x_2 + x_3 = y_1^f + y_2^f + y_3^f ,$$

ne segue

$$\frac{1}{f} = \sum_{i=1}^3 y_i(t) = \{x_1^0 + (1 - x_1^0)\cos t - (x_1^0 - x_2^0 + 1)\sin t\}e^{-t}$$

e quindi risultano le soluzioni $x_1(t)$, $x_2(t)$ di (50) che sono pure le soluzioni del nostro sistema (47):

$$\begin{cases} x_1(t) = \frac{x_1^0}{x_1^0 + (1 - x_1^0)\cos t - (x_1^0 - x_2^0 + 1)\sin t} \\ x_2(t) = \frac{2x_1^0 + (x_2^0 - 2x_1^0)\cos t - (2 - x_2^0)\sin t}{x_1^0 + (1 - x_1^0)\cos t - (x_1^0 - x_2^0 + 1)\sin t} \end{cases} . \quad (51)$$

Dalle soluzioni (51) possiamo rimarcare come esista la possibilità che il sistema esploda, cioè che $x_1(t)$ e $x_2(t)$ per certi valori iniziali crescano all'infinito prima di ritornare alla situazione iniziale. Si rende quindi necessario determinare la regione nel piano di fase in cui si possano scegliere i valori iniziali affinché esistano oscillazioni periodiche. Si potrà delimitare questa regione determinando per quali valori iniziali il denominatore di $x_1(t)$ e $x_2(t)$, indipendentemente da t , non si annulli, [13].

Per ogni scelta di t deve valere

$$\begin{aligned} x_1^0 &> (1 - x_1^0) \cos t - (x_1^0 - x_2^0 + 1) \sin t = \\ &= \sqrt{(1 - x_1^0)^2 + (1 + x_1^0 - x_2^0)^2} \sin(t + \theta) \end{aligned}$$

e perciò

$$x_1^{02} > (1 - x_1^0)^2 + (1 + x_1^0 - x_2^0)^2 .$$

La parte del piano dove esistono oscillazioni periodiche é dunque la parte delimitata dalla curva

$$x_1^2 - 2x_1x_2 + x_2^2 - 2x_2 + 2 < 0 \quad (52)$$

come rappresentato nella fig.13.

Il punto d'equilibrio si troverà in

$$\bar{x}_1 = 1 \quad , \quad \bar{x}_2 = 2 .$$

Infatti per questi valori

$$x_1 - x_1 x_2 + x_1^2 = 0 \quad , \quad 2x_2 + x_1 x_2 - x_2^2 - 2 = 0 \quad .$$

Abbiamo visto finora come la prima legge di fluttuazione, limitatamente ad una parte di piano, sia soddisfatta.

Analizziamo ora il caso di piccole fluttuazioni, considerando cioè dei valori iniziali molto vicini al punto d'equilibrio.

Poniamo:

$$\begin{cases} u(t) := x_1(t) - 1 \\ v(t) := x_2(t) - 2 \end{cases} \quad (54)$$

da cui

$$\begin{cases} \dot{u} = u - v - uv + u^2 & , & u(0) = x_1^0 - 1 \\ \dot{v} = -v + 2u + uv - v^2 & , & v(0) = x_2^0 - 2 \end{cases} ,$$

nelle quali trascurando i termini di secondo grado, avendo scelto u e v molto piccoli, risulta il sistema

$$\begin{cases} \dot{u} = u - v & , & u(0) = x_1^0 - 1 \\ \dot{v} = -v + 2u & , & v(0) = x_2^0 - 2 \end{cases} . \quad (55)$$

Scegliendo ad esempio

$$\begin{cases} x_1^0 = 1,1 \\ x_2^0 = 2,1 \end{cases} \quad \text{da cui} \quad \begin{cases} u(0) = 0,1 \\ v(0) = 0,1 \end{cases} ,$$

otteniamo le soluzioni di (55)

$$\begin{cases} u(t) = 0,1 \cos t \\ v(t) = 0,1(\cos t + \sin t) \end{cases} , \quad (56)$$

che corrispondono nel piano di fase all'ellisse

$$200u^2 + 100v^2 - 200uv = 1 \quad , \quad (57)$$

fluttuante attorno al punto $\bar{x}$ d'equilibrio; quindi anche la legge delle piccole fluttuazioni è soddisfatta.

Calcoliamo da ultimo i valori medi nel tempo.

Possedendo soluzioni esplicite per $x_1(t)$ e $x_2(t)$ e conoscendo il periodo $T = 2\pi$, possiamo integrare le due funzioni ottenendo

$$\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} x_1(t) dt = \frac{x_1^0}{(2(x_2^0 - 1) - (x_1^0 - x_2^0)^2)^{1/2}}$$

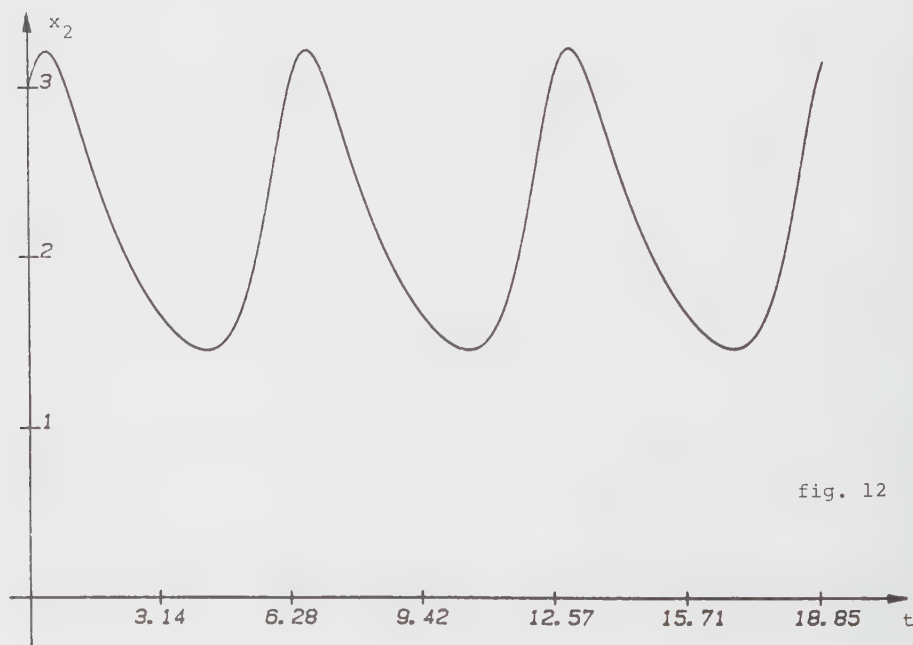
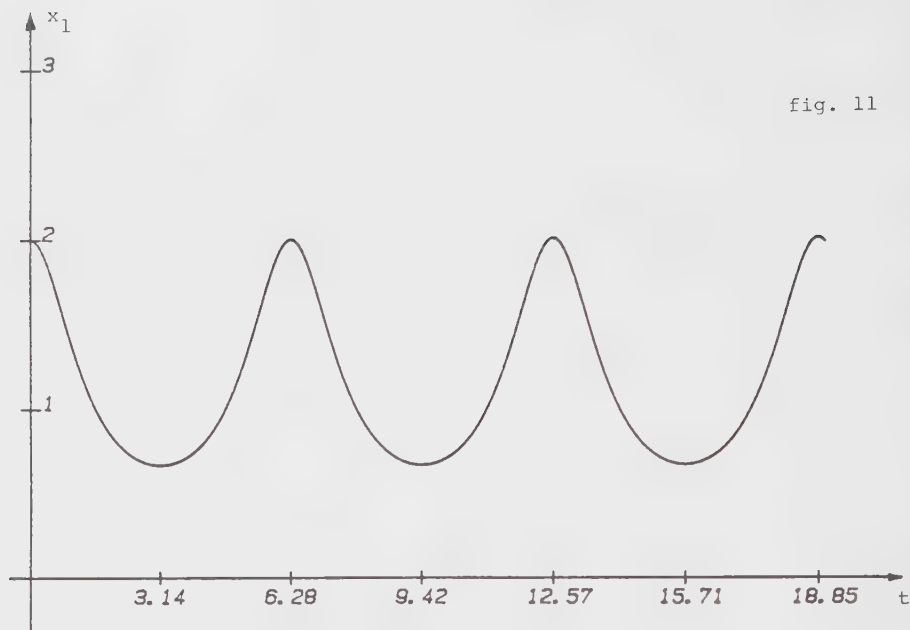
$$\frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} x_2(t) dt = 1 + \frac{x_1^0}{(2(x_2^0 - 1) - (x_1^0 - x_2^0)^2)^{1/2}}$$

Siamo perciò in grado di affermare che il valore medio nel tempo dipende dalla scelta dei valori iniziali, spostandosi

in funzione di questi lungo la retta

$$x_2 = x_1 + 1 \quad . \quad (58)$$

Come si può notare, questa retta passa per il punto d'equilibrio $\bar{X}$ e quindi per valori iniziali vicini ad esso, cioè per il caso di piccole fluttuazioni, il valore medio nel tempo si identificherà con il punto d'equilibrio.



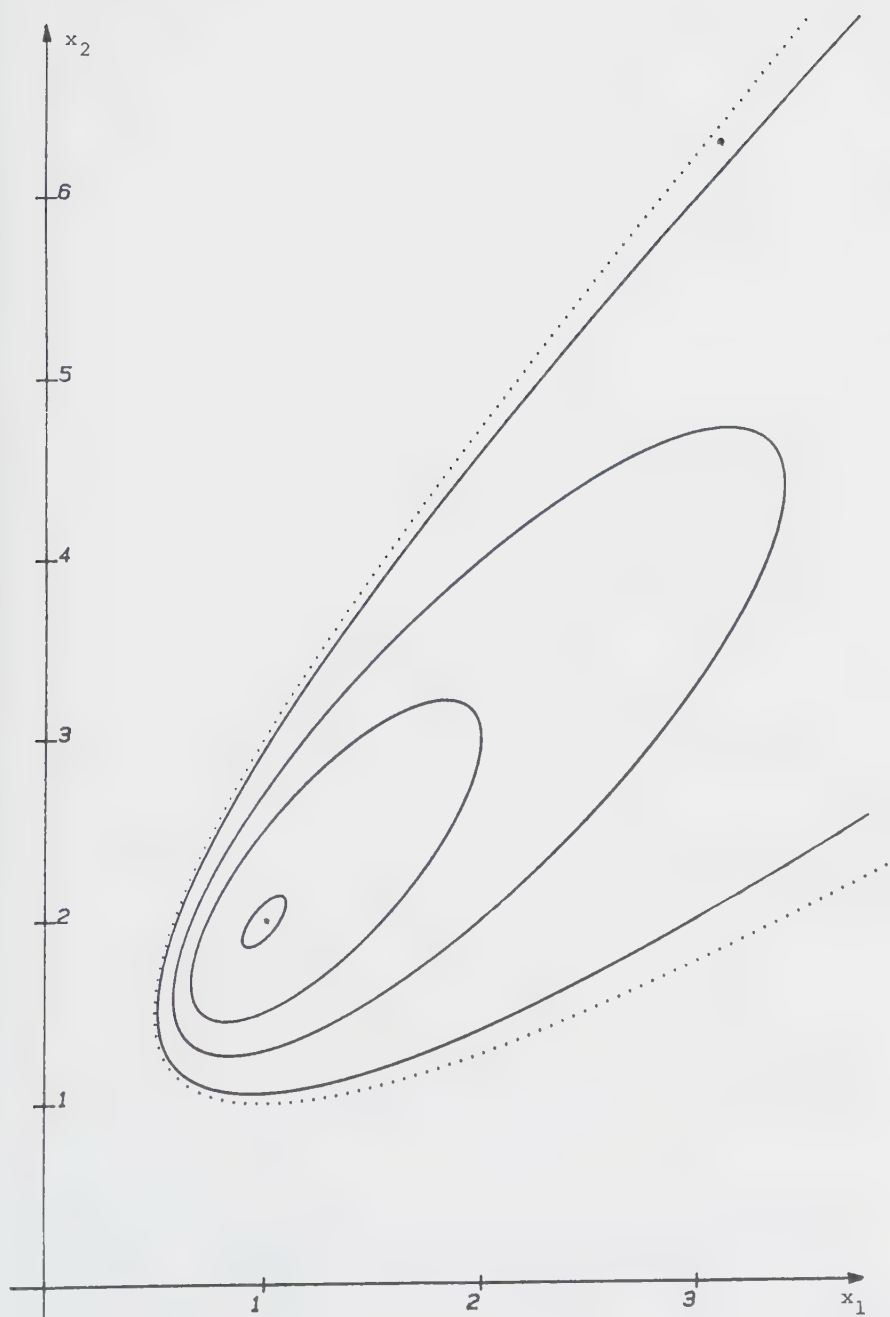


fig. 13

BIBLIOGRAFIA

- [1] A.A. Andronow, E.A. Leontovich, I.I. Gordon, A.G. Maier:
Theory of bifurcations of dynamic system on a
plane. Jerusalem (1971).
- [2] A.A. Andronow, A.A. Witt, S.E. Chaikin: Theorie der
Schwingungen. Akademie Verlag Berlin (1965).
- [3] E. Batschlet, E. Domingo, C. Weissmann: The Proportion
of Revertant and Mutant Phage in a Growing
Population, as a Function of Mutation and
Growth Rate. Gene 1 (1976).
- [4] M. Braun: Differentialgleichungen und ihre Anwendungen.
Springer Verlag (1979).
- [5] J. Coste, J. Peyrand, P. Coullet, A. Chenciner: Quelques
propriétés des systèmes de Volterra. Journal de
Physique 39 (8) (1978).
- [6] M. Eigen: Selforganisation of Matter and the Evolution
of Biological Macromolecules. Die Naturwissen-
schaften 58 (1971).
- [7] M. Eigen, P. Schuster: The Hypercycle, a Principle of
Natural Self-Organisation. Die Naturwissen-
schaften, Part A: 64 (1977), Part B: 65 (1978),

Part C: 65 (1978).

- [8] D.E. Gill: Intrinsic rate of increase, saturation density, and competitive ability. *The American Naturalist* 108 (959) (1974).
- [9] M.E. Gilpin, F.J. Ayala: Global Models of Growth and Competition. *Proc. Nat. Sci. USA* 70 (12) (1973).
- [10] Narendra S. Goel, Samaresh C. Maitra, Elliot W. Montroll: On the Volterra and other nonlinear models of interacting Populations. *Review of Modern Physics* 43 (2) (1971).
- [11] B.L. Jones, R.H. Enns, S.S. Rangnekar: On the theory of selection of coupled macromolecular systems. *Bulletin of Mathematical Biology* 38, 15 (1976).
- [12] R.M. May: *Stability and complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton (1973).
- [13] O. Monti: *Oscillazioni di sistemi in evoluzione*. Lavoro di diploma, Università di Zurigo (1980).
- [14] P. Schuster: *Vom Makromolekül zur Primitiven Zell - die Entstehung biologischer Funktionen*. *Chemie in unserer Zeit* 6 (1972).
- [15] P. Schuster: *Selbstorganisationsprozesse in der Biologie und ihre Beziehung zum Ursprung des Lebens*. *Der Mathematische und Naturwissenschaftliche*

Unterricht 30 (6) (1977).

- [16] V. Volterra: Leçon sur la theorie mathematiques de la lutte pour la vie. Paris (1931).
- [17] V. Volterra: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. R. Comitato Talassografico Italiano, Venezia (1927).
- [18] W.J. Walker: Predator-Prey Systems with higher codimension singularities. Math. Chronicle 7 (1978).

CURRICULUM VITAE

Sono nato a Mendrisio il 22 novembre 1952 e sono attinente di Balerna, canton Ticino. Dal 1968 al 1971 ho frequentato il liceo al Collegio Papio di Ascona dove ho ottenuto la maturità federale tipo C. Nell'ottobre 1971 mi sono iscritto alla facoltà di matematica del Politecnico federale di Zurigo seguendo lezioni dai professori: W. Baltensperger, C. Blatter, Chandrasekharan, B. Eckmann, A. Huber, P. Huber, M. Jeger, R. Jost, W. Känzig, H. Läuchli, K. Meier, A. Pfluger, K. Voss. Nell'autunno 1975 ho continuato i miei studi iscrivendomi alla facoltà filosofica II dell'Università di Zurigo, dove, nell'autunno 1978, ho conseguito il diploma in matematica, seguendo lezioni dai professori: P. Hess, P. Kall, A. Steiner, H.H. Storrer, K. Strebel.

Per il tema propostomi in questa tesi, il continuo desto interesse ed il prolifico incitamento nell'esecuzione della stessa ringrazio profondamente il mio maestro, Sig. Prof. Dr. Antonio Steiner.

Zurigo, febbraio 1980

Mauro Arrigoni

